

16. Соом Я. О., Симаров Б. В. Изучение споруляции у некоторых штаммов *Candida* и *Torulopsis*. — В кн.: Исследования по генетике, вып. 4, Л., 1971, с. 110—116.
17. Инге-Вечтомов С. Г. Структура, функция и взаимодействие генов у дрожжей. Автореф. докт. дис. Л., 1971. 460 с.
18. Михайлова Н. П., Сойдла Т. Р. Влияние повышенной концентрации CO_2 *S. cerevisiae*. — Генетика, 1976, т. 12, № 10, с. 118—127.
19. Шапиро Н. И. Мутационный процесс как адаптивный признак вида. — Зоол. журн., т. 17, № 4, 1938, с. 592—601.
20. Drake J. W. Comparative rates of spontaneous mutations. — Nature, 1969, vol. 221, p. 1132.

ДВЕНАДЦАТИВЕРОННАЯ КАРТА МЕЖАЛЛЕЛЬНОЙ КОМПЛЕМЕНТАЦИИ ЛОКУСА *ade2* У ДРОЖЖЕЙ *SACCHAROMYCES CEREVISIAE*

Б. В. ШИЛОВА, Т. Р. СОЙДЛА

Кафедра генетики и селекции ЛГУ

Межаллельная комплементация (МАК) служит основным генетическим подходом для изучения структуры ферментов. Результаты теста на МАК принято изображать в виде карт комплементации. Одна из самых подробных карт была построена для локуса *ade2* у дрожжей *Saccharomyces cerevisiae*, контролирующего фермент АИР-карбоксилазу [1]. На карте было найдено не более 8 мутаций, комплементарных во всех возможных сочетаниях. По основной парадигме МАК это мутации, которые отличаются друг от друга во всех попарных сравнениях и, следовательно, маркируют 8 различных участков в структуре фермента АИР-карбоксилазы. Была построена упрощенная (веронная) карта комплементации, которая показывала комплементарность всех остальных мутаций локуса набору указанных 8 мутаций. По принятой гипотезе при этом регистрируется, какие из 8 различных маркированных таким образом участков в структуре АИР-карбоксилазы изменены мутациями. Единицы комплементации на карте, упрощенной по приведенным правилам, названы веронами. Выбранные мутации, комплементарные между собой во всех сочетаниях, — тестеры соответствующих веронов [1]. Некоторые осложнения с определением и интерпретацией понятия «верон» обсуждаются в той же работе и в дальнейших публикациях [1, 2, 3].

При исследовании индуцированных этилметансульфонатом мутаций [2] были найдены мутации локуса *ade2*, которые оказались комплементарными всем 8 веронным тестерам, т. е. занимали место где-то за пределами 8 маркированных участков на карте. Мы ставили перед собой задачу усовершенствовать систему тестеров для регистрации МАК с тем, чтобы иметь возможность отражать на карте комплементации свойства всех мутаций гена.

Материал и методы. Данная работа выполнялась на Петергофских генетических линиях дрожжей, полученных на основе XII расы *Saccharomyces cerevisiae* [4]. При скрещиваниях использовались 650 мутантов по локусу *ade2*, индуцированных воздействием на гаплоид 15В-П4 рентгеновых и УФ-лучей, азотистой кислоты [5, 6], ЭМС [7], а также распада изотопов ^{32}P , ^{35}S и β -излучения [8]. Кроме того, использовали веронные тестеры [1], имеющие генотипы $\alpha\text{ade2-209}$ (I), $\alpha\text{ade2-139}$ (II), $\alpha\text{ade2-222}$ (III), $\alpha\text{ade2-240}$ (IV), $\alpha\text{ade2-57}$ (V), $\alpha\text{ade2-163}$ (VI), $\alpha\text{ade2-237 rgh1-1}$ (VII), $\alpha\text{ade2-191}$ (VIII). Новые веронные тестеры были получены при скрещивании соответствующих культур генотипа αade2 на гаплоид 3А-П488 генотипа αmetA1 . В качестве тестеров на тип спаривания и при тесте на алле-

I 209	II 139	III 627	IV 302	V 222	VI 363	VII 588	VIII 240	IX 57	X 163	XI 237	XII 191
946*, 953*	139, 1712	627	302, 475, 528*, 1592*	147*, 579	363*	436*, 535*, 537, 708*, 905*, 958*, 1142*, 1189*, 1194*, 1233*, 1651, 1663, 1681, 1686*	135	1086, 1279*, 1661*	717, 1031, 1111*, 1130, 1269*, 1331, 1449*, 1459, 1475*, 1594, 1647, 1673, 1714	664, 1071*, 1077*, 1586	33*, 53*, 78, 88, 102*, 136*, 198*, 203*, 204*, 205*, 220*, 224*, 247*, 312, 329, 331, 335*, 372*, 447*, 449*, 450*, 469*, 470*, 479, 525, 553*, 580*, 597, 613, 617, 650*, 651*, 662*, 668, 671*, 680*, 681*, 694, 701*, 737*, 750*, 752*, 926*, 987*, 990*, 992*, 1022*, 1023*, 1024*, 1036*, 1049*, 1079*, 1097*, 1106*, 1107*, 1108*, 1109*, 1110*, 1112*, 1114*, 1115*, 1117*, 1118*, 1119*, 1120*, 1124*, 1144*, 1168*, 1177*, 1188*, 1195*, 1196*, 1200*, 1207*, 1211*, 1212*, 1216*, 1219*, 1222, 1243*, 1249*, 1251*, 1264*, 1273*, 1281*, 1289*, 1297*, 1310*, 1340*, 1349*, 1353*, 1378*,
702	300, 384, 505, 530, 555*, 634, 663, 691, 706*, 753, 1139, 1575 543*, 547*, 556*, 1075, 1187*, 1559, 1648	535* 210, 1072	222, 236, 418, 511, 515, 618, 707, 910, 911*, 1175*								

I 209	II 139	III 627	IV 302	V 222	VI 363	VII 588	VIII 240	IX 57	X 163	XI 237	XII 191
				1068		240*, 386*, 526, 527*, 534, 1038, 1098*, 1126*, 1143*, 1180*, 1210*, 1229*, 1299*, 1333*, 1367*, 1529*					1386*, 1397*, 1400*, 1403*, 1406*, 1407*, 1414*, 1423*, 1431*, 1447, 1450, 1456*, 1462*, 1470*, 1473, 1476*, 1480*, 1498, 1499, 1502*, 1513, 1518*, 1520*, 1528*, 1537*, 1538*, 1552*, 1556*, 1565*, 1566*, 1588*, 1596*, 1599*, 1602*, 1619*, 1629*, 1642, 1641*, 1649*, 1682*, 1687*, 1690*, 1707*, 1720*, 1727, 1728
						1166, 1305*, 1319*, 1341					
						1700*					
							1099, 1321, 1514, 1706				
								1230			
											38*, 39*, 119*, 142*, 143*, 389*, 402*, 447*, 449*, 450*, 459*, 463, 683*, 684, 704*, 705*, 714*, 1002*, 1029*, 1092*, 1122*, 1235*, 1352*, 1214*, 1548*
						106, 670, 1061, 1136, 1204*, 1231, 1280, 1350, 1485, 1570, 1595, 1715, 1723					
						212, 456, 1070, 1132, 1152, 1286, 1371, 1543, 1553*					
						1037					
						412, 1366					

I 219	II 139	III 627	IV 302	V 222	VI 363	VII 588	VIII 240	IX 57	X 163	XI 237	XII 191
						48					
						1016, 1460, 1614*					
						666					
						42, 517, 617, 1015, 1021, 1093, 1165					
						1228*					
						121					
						395*					
						397					
						1659					
					1568						
					246, 485, 632, 675, 679, 1186, 1268, 1458, 1605, 1622, 1680, 1713						
					1099						
					1030						
					1373						
					245, 595, 599, 609, 655, 1157, 1158, 1670						
					242						
					1615*						
					60, 304, 514, 1163*, 1662						
					960*						
					387						
					19, 1617						
					239, 700						
					533, 733, 1633						
					244*, 1176*, 1245						

I 209	II 139	III 627	IV 302	V 222	VI 353	VII 588	VIII 240	IX 57	X 163	XI 237	XII 191
----------	-----------	------------	-----------	----------	-----------	------------	-------------	----------	----------	-----------	------------

1685*

1457*, 1461*

202*, 749*, 1089*, 1159*, 1206*, 1652*

697, 711, 993, 1334, 1640, 1672

55

211

1278

21, 1205

757*

1484*

226, 1238

1472

1063

31, 586

380, 487, 719, 721, 1716

5, 696

431, 1113

677

506, 510, 624, 661*

303

390

514*

116, 685

206, 1232*

203

11
139

627

IV
302

V
222

VI
353VII
588VIII
240IX
57X
163X1
237XII
191

1332

3

1448

512, 665

381

901, 1689

103, 104

74, 507, 509

186*, 999, 1044, 1177, 1266, 1495, 1631, 1664, 1665, 1717, 1721, 1801

316, 682, 1140

152

175*, 180*

906, 907, 908, 1074, 1161, 1244, 1282, 1298*, 1603, 1655, 1669

122, 151, 226, 917, 1033, 1039, 1336, 1581

1054

1362

1671

17, 91, 101, 113, 126, 137, 145, 207, 208, 217, 218, 45, 374, 419, 420, 501, 531, 576, 601, 611, 613, 645, 646, 648, 698, 710, 716, 740, 903, 904, 909, 912, 915, 919, 920, 922, 923, 924, 925, 927, 928, 931, 932, 934, 935, 937, 938, 939, 940, 942, 945, 947, 950, 951, 952, 954, 955, 956, 957, 961, 963, 966, 968, 969, 970, 971, 973, 976, 978, 979, 980, 981, 982, 983, 984, 985, 986, 988, 1000, 1007, 1013, 1037, 1045, 1055, 1059, 1065, 1081, 1084, 1087, 1087, 1094, 1102, 1105, 1129, 1133, 1138, 1148, 1150, 1155, 1162, 689, 1213, 1218, 1224, 1227, 1247, 1258, 1276, 1296, 1304, 1314, 1339, 1356, 1357, 1374, 1385, 1390, 1392, 1395, 1403, 1412, 1413, 1421, 1428, 1451, 1477, 1519, 1522, 1524, 1527, 1533, 1540, 1542, 1545, 1546, 1549, 1555, 1564, 1569, 1578, 1579, 1583, 1589, 1593, 1597, 1611, 1612, 1613, 1620, 1624, 1653, 1654, 1636, 1668, 1691, 1698, 1705, 1719, 1724, 1729, 1736, 1737, 1751, 1741, 1752, 1754, 1755, 1758, 1762, 1767, 1768, 1769, 1770, 1771, 1773, 1776, 1779, 1782, 1783, 1784, 1785, 1787, 1789, 1793, 1795, 1803, 1804, 1805, 1806

лизм мы использовали следующие штаммы: р80-15В-П4 (генотипа α ade2-80), 1-П3115 (α ade2-80), 1В-П219 (генотипа α adel-14) и 2-П219 (генотипа α adel-14).

Скрещивания в тесте на МАК производились методом отпечатков на минимальной среде [1]. Результаты теста на комплементацию учитывали после 12 дней инкубирования культур при 30° С.

Результаты и обсуждение. На основе полученных ранее данных были выбраны 38 мутаций, комплементарных всем веронным тестерам. Результаты скрещивания этих мутаций выявили 4 мутации, комплементарные между собой во всех попарных сочетаниях. Штаммы, несущие эти 4 мутации (тестеры 4 новых веронов), мы объединяли с тестерами 8-веронной карты комплементации и скрещивали со всей Петергофской коллекцией мутантов ade2 (всего 650), чтобы построить по возможности подробную карту комплементации.

Таблица 1
Матрица связи для 12-веронной карты комплементации

209	139	627	302	222	363	588	240	77	163	237	191	Аллель ade 2
I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Верона
	38	37 75	49 60 60	52 37 43 89	54 49 49 91 101	50 42 41 80 84 117	48 41 38 62 71 95 139	51 38 34 82 83 95 111 104	41 28 26 51 59 85 101 90 102	24 15 13 23 25 27 41 32 30 30	3 3 2 2 2 3 15 8 5 5 36	I II III IV V VI VII VIII IX X XI XII

Примечание. Цифры указывают число мутаций, которые изображаются линиями, перекрывающимися те или иные пары веронов. 2-матр -- 80%.

Полученная 12-веронная карта комплементации локуса ade2 (рис. 1) содержит 95 групп комплементации, из них 51 группа комплементации (54%) нелинейна, т. е. изображается с разрывами. 29% всех мутаций были некомплементарны всем веронным тестерам.

Порядок веронов на этой карте был установлен по матрице связи [2] между веронами (табл. 1). Для построения матрицы связи учитывали число мутаций, которые изображаются линиями, перекрывающимися те или иные пары веронов. После создания матрицы связи между веронами можно любой порядок веронов характеризовать суммой связей между веронами-соседями при выбранном порядке. Был выявлен линейный порядок 12 веронов, дающий максимальное количество связей между соседними веронами. Он изображен на рис. 1. Как можно убедиться, для известных 8 веронов мы получили порядок, непротиворечащий ранее построенной карте комплементации [1, 2, 3], т. е. выделение новых веронов не повлияло на ранее выявленную структуру карты.

О том, что веронная карта имеет реальные структурные основы, свидетельствует (кроме инвариантности известных веронов) тенденция ее к линейности. Доказательства этого приведены в табл. 2. Мы придерживались следующей логики рассуждения. Если бы 12-веронная карта была строго линейной, то групп комплементации, перекрываю-

щих 2 верона, можно было бы набрать не более 11, 3 верона — 10, а перекрывающих, например, 7 веронов — 6, т. е. приблизительно в 2 раза меньше, чем перекрывающих 3 верона. Но если бы группы комплементации объединяли случайно любые вероны, то групп комплементации, перекрывающих 2 верона, можно было ожидать 66, а перекрывающих 7 веронов — 792, т. е. приблизительно в 10 раз больше,

Таблица 2

Аппроксимация 12-веронной карты комплементации локуса *ade 2* „линейной“ и „стохастической“ моделями

Модели	Количество перекрываемых веронов (k)											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Линейная модель. Количество возможных групп: $(m + 1) - k$	12	11	10	9	8	7	6	5	4	3	2	1
Стохастическая модель. Количество возможных групп: $m!/(m - k)!$	12	66	220	495	792	924	792	495	220	66	12	1
Веронная карта. Количество найденных групп	12	16	13	14	12	10	5	5	3	3	1	1

Примечания. 1. Общее количество веронов $m = 12$. 2. χ^2 вычислялся для группировок k по 4: 1, 2, 3, 4 — 5, 6, 7, 8 — 9, 10, 11, 12. 3. χ^2 линейная модель/карта = 1,64 $0,5 > P_H > 0,2$. 4. χ^2 стохастическая модель/карта = 96,8 $P_H < 0,01$.

чем по линейной модели. Очевидно, основные параметры «линейной» и «стохастической» моделей четко отличаются. Для обеих моделей мы подсчитали χ^2 , сравнивая ожидаемое распределение групп с распределением на полученной карте комплементации. Как видно из

Таблица 3

Соотношение четких и нечетких мутаций, изображаемых линиями разной длины, по веронам карты комплементации

№ верона	Четкие неодновверонные мутации/нечеткие неодновверонные	Нечеткие одновверонные мутации/четкие одновверонные
I	(22,10 : 1,02) 21,6	(2 0)
II	(29,43 : 3,08) 9,5	(0 2)
III	(29,19 : 3,22) 9,1	(0 1)
IV	(31,07 : 8,71) 3,6	(2 2) 1,0
V	(32,86 : 2,95) 11,1	(1 1) 1,0
VI	(36,48 : 3,63) 10,1	(1 0)
VII	(44,13 : 11,44) 3,9	(2 1) 2,0
VIII	(34,46 : 9,22) 3,7	(0 1)
IX	(38,90 : 7,10) 5,5	(10 4) 2,5
X	(35,27 : 2,64) 13,4	(4 9) 0,4
XI	(26,53 : 11,12) 2,4	(2 2) 1,0
XII	(19,84 : 10,85) 1,7	(115 24) 4,8

табл. 2, наблюдаемые результаты не отличаются достоверно от линейной модели, но достаточно достоверно отличаются от стохастической модели (от карты, на которой все сочетания между веронами были бы возможны). Эти факты оправдывают изображение результатов теста на МАК в виде «псевдолинейной» карты комплементации [см. 1, 2, 3].

Другой важной характеристикой карт комплементации является распределение мутаций по веронам (рис. 2, а). Поскольку на картах МАК мутации изображаются не точками, а линиями разной протяженности, то при составлении графиков мы поступали следующим образом: если мутация перекрывала n веронов, то мы считали, что на каждый верон, который она перекрывает, приходится по $1/n$ данной мутации. На рис. 2, а видно, что кривые распределения неодноверонных мутаций (мутации, изображаемые на карте МАК линиями, перекрывающими несколько веронов) имеют максимум в районе VII верона. На этот верон приходится наибольшее число неодноверонных

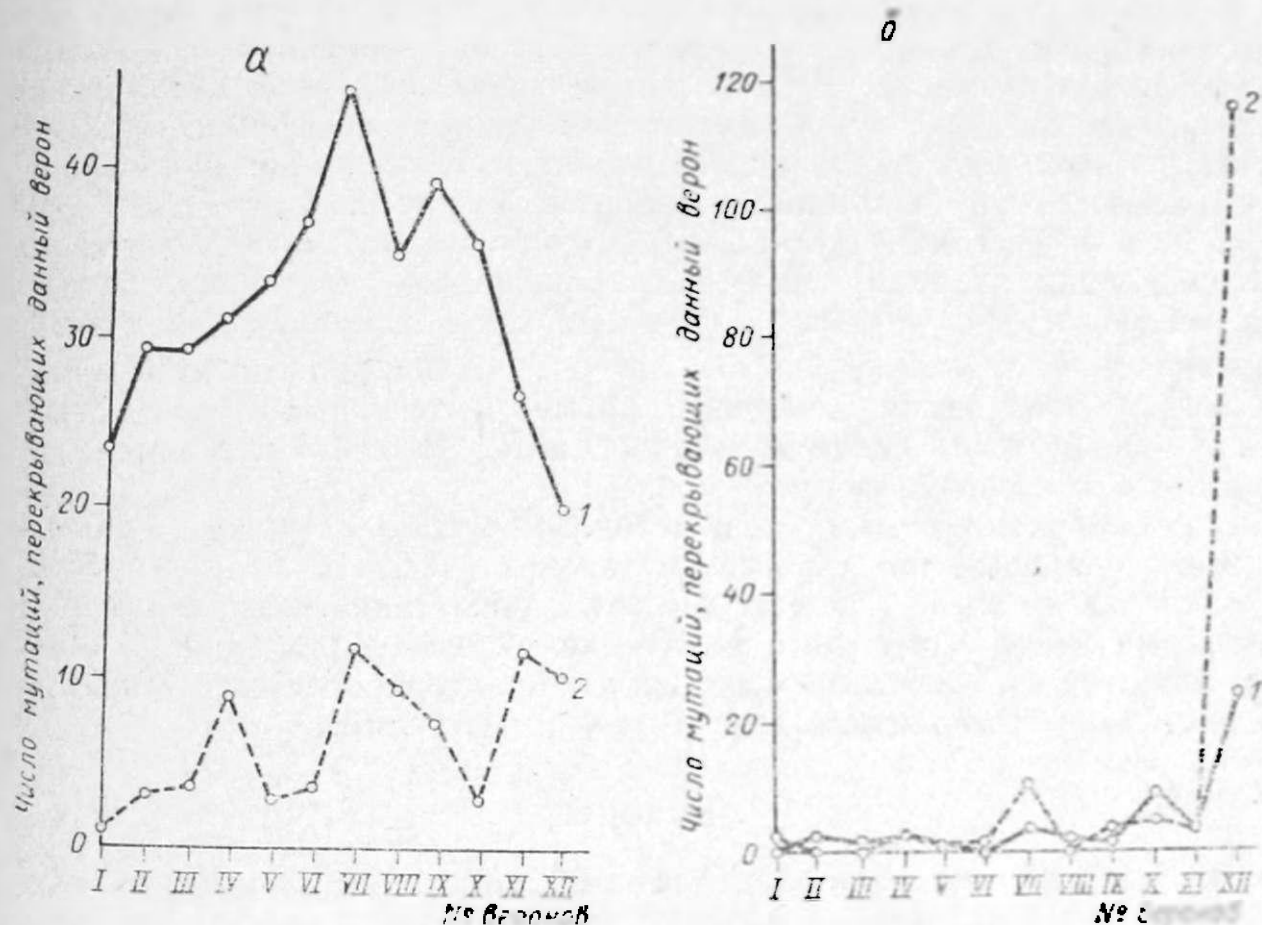


Рис. 2. Распределение неодноверонных (а) и одноверонных (б) мутаций по 12-веронной карте комплементации.

1 — четкие; 2 — нечеткие мутации.

мутаций, в то время как наибольшее число одноверонных мутаций (мутаций, изображаемых на карте МАК линиями, перекрывающими один верон) обнаруживается в XII вероне (рис. 2, б), где имеется «горячее пятно» нечетких мутантов, т. е. мутантов с частичным проявлением.

Для дальнейших рассуждений следует рассматривать соотношение четких и нечетких мутаций (табл. 3). Видно, что отношение четких и нечетких неодноверонных мутаций наибольшее для I, II, III, V, VI и X веронов. Это означает, что в области данных веронов чаще возникают четкие мутации, изображаемые длинными линиями на карте МАК. Можно определять соответствующие участки в молекуле АИР-карбоксилазы как особо значимые для ее функции. В противоположность этому наименьшее отношение для таких мутаций получилось в XII вероне. Мы знаем, что для одноверонных мутаций в XII вероне наблюдается наибольшее соотношение нечетких и четких мутаций. Значит, в XII вероне чаще всего возникают нечеткие мутации. Последнее совпадает с ранее полученными данными [1, 2, 3] и говорит о том,

что мутации, возникшие в XII вероне, в меньшей степени затрагивают функцию фермента.

Данные, показанные на рис. 2, суммарны для мутаций, полученных при воздействии разных мутагенов. Описанным выше способом мы исследовали распределение мутаций, вызванных каждым мутагеном, по 12-веронной карте комплементации (рис. 3). На рис. 3, а видно, что наблюдаемый на рис. 2, а максимум неоднородных мутаций в VII вероне создается в основном за счет мутаций, индуцированных распадом изотопов ^{32}P . Чтобы более отчетливо выявить мутагенную специфичность, мы разделили всю 12-веронную карту комплементации на 4 района, суммируя данные о количестве мутаций по 3 верона (см. рис. 4). На рис. 4, а видно, что кривые распределения мутаций, вызванных распадом изотопов ^{32}P , ^{35}S и β -излучением (эти мутагены являются самыми жесткими), имеют приблизительно общий ход. Эти мутагены вызывают наибольший процент мутаций в 3-м районе. Кривые распределения мутаций, вызванных X-лучами ($\chi^2=11,23$), ЭМС ($\chi^2=30,44$) и HNO_2 ($\chi^2=25,55$), достоверно отличаются от кривой распределения мутаций, вызванных распадом изотопов ^{32}P (при $\chi^2_{0,05}=7,815$ и $\chi^2_{0,01}=11,34$), в то время как ход кривой для мутаций, вызванных УФ-лучами, достоверно не отличается от этой кривой ($\chi^2=4,70$). Физические мутагены, кроме рентгеновых лучей, сходны между собой; химические мутагены (ЭМС, HNO_2) отличаются друг от друга и от физических мутагенов.

Кривые распределения однородных мутаций имеют приблизительно одинаковый ход для всех мутагенов (рис. 4, б).

Так как не были найдены вероны, занимающие место правее XII верона, на новой карте комплементации не изменился один из основных показателей, используемых для характеристики мутагенов [8], а именно количество некомплементирующих мутаций.

ВЫВОДЫ

1. При изучении межallelльной комплементации 38 мутаций, которые находились за пределами ранее выявленных 8 веронов на карте комплементации локуса *ade2*, найдены 4 мутации, комплементарные между собой во всех попарных сочетаниях.

2. Построена 12-веронная карта межallelльной комплементации локуса *ade2* для 650 мутаций, включающая в себя 95 групп комплементации.

3. По матрице связи между веронами получен для известных 8 веронов тот же порядок, что и на ранее построенной 8-веронной карте комплементации. Это доказывает, что веронная карта комплементации имеет под собой реальные структурные основы.

4. Доказана тенденция к линейности веронной карты комплементации.

5. Установлено распределение мутаций, вызванных разными мутагенами: азотистой кислотой, ЭМС, ультрафиолетовыми и рентгеновыми лучами, распадом изотопов ^{32}P , ^{35}S и β -излучением, по 12-веронной карте комплементации.

Summary

Interallelic complementation patterns of 650 *ade2* mutants were studied. 12 mutations were found to be complementary in all pairwise combinations. A 12-veron complementation map with 95 complementation groups was constructed. The linear order of previously identified 8 verons turned out to be the same as for the formerly constructed 8-veron map. A tendency towards linearity of the new veron map was proved.

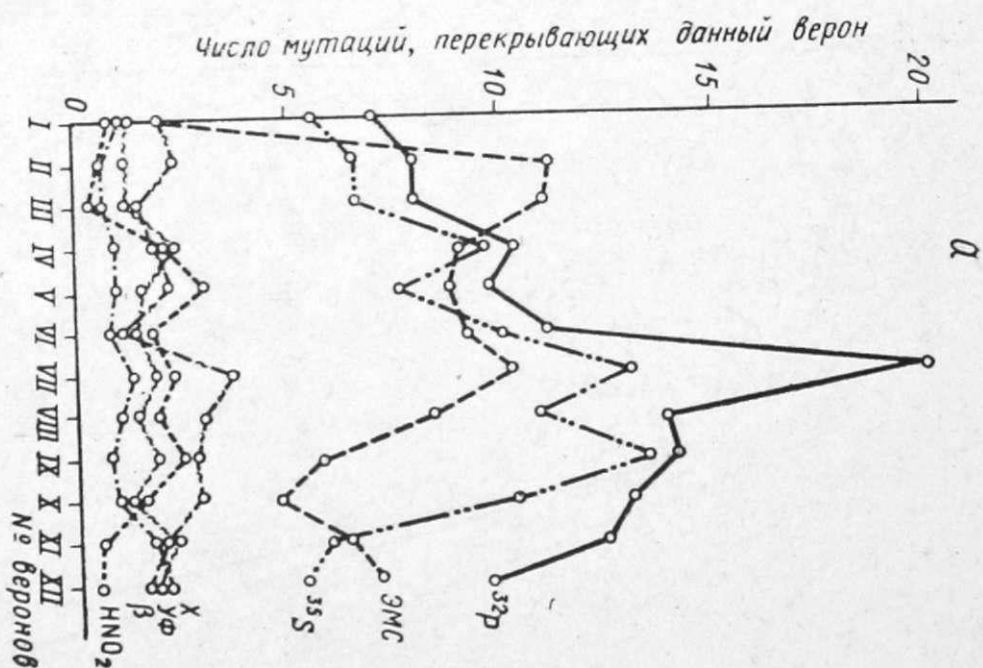
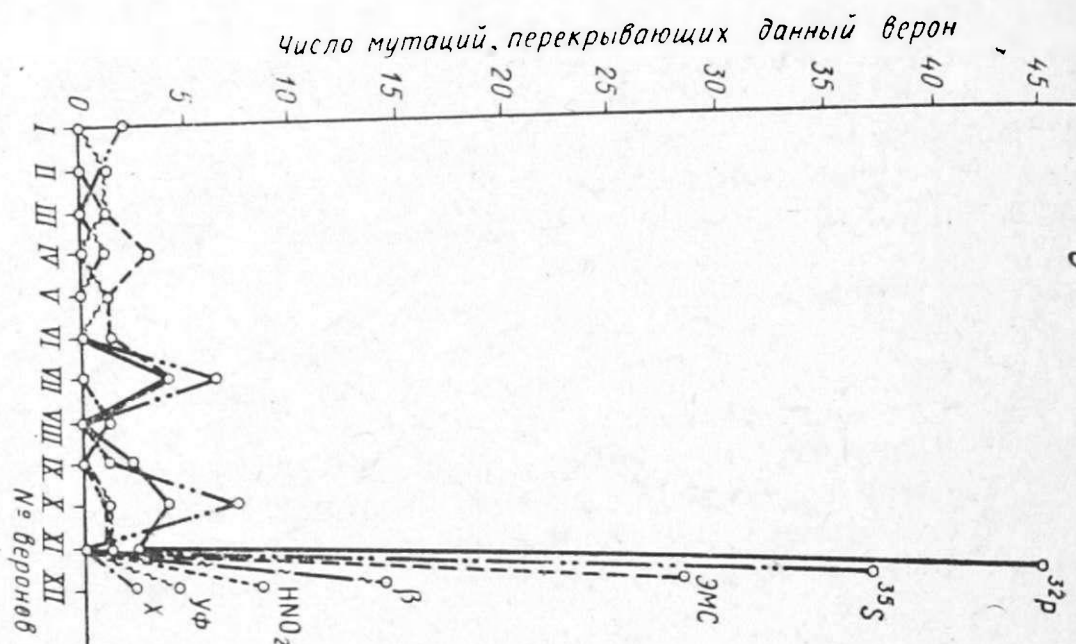
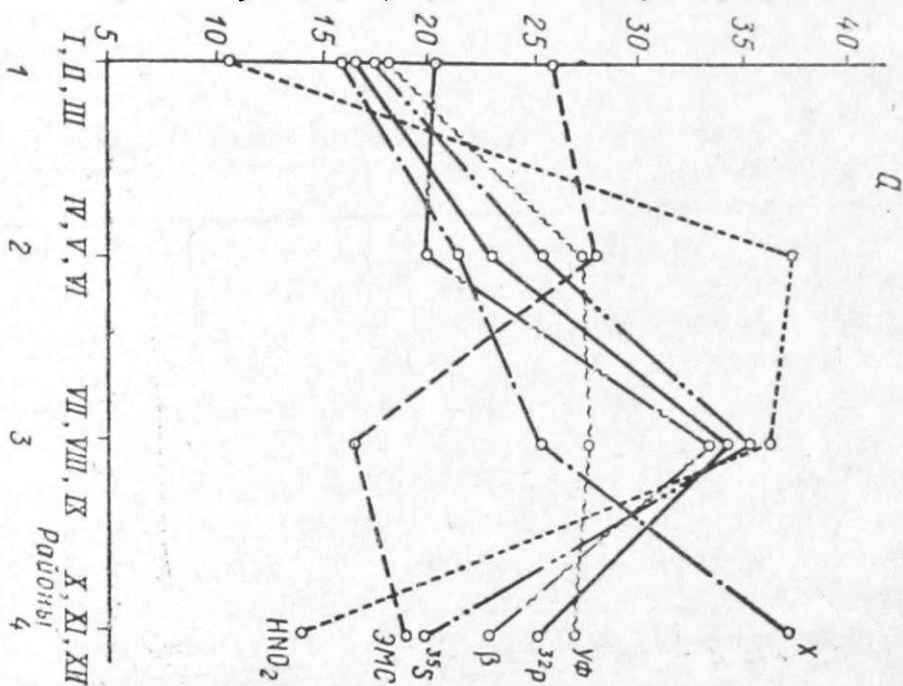


Рис. 3. Распределение неодоверонных (а) и ододоверонных (б) мутаций, вызванных разными мутгенами, по 12-веронной карте комплементации.

Процент мутации, перекрывающих данную группу веренов



Число мутаций, перекрывающих данную группу веренов

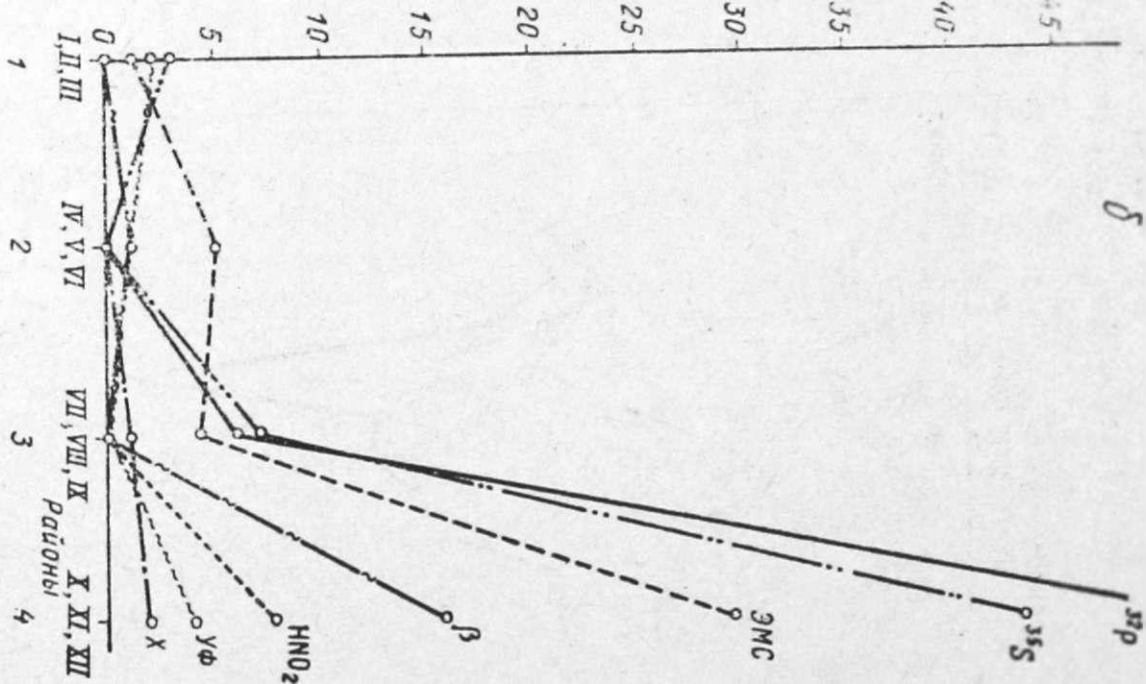


Рис. 4. Распределение неоднородных (a) и однородных (b) мутаций, вызванных различными мутгенами, по разным районам 12-верной карты комплементации.

УКАЗАТЕЛЬ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Сойдла Т. Р., Инге-Вечтомов С. Г., Симаров Б. В. Межаллельная комплементация в локусе *ade2* у дрожжей *Saccharomyces cerevisiae*. — В кн.: Исследования по генетике, вып. 3, 1967, с. 148—164.
2. Коваль А. М., Сойдла Т. Р. Межаллельная комплементация мутаций, индуцированных этилметансульфонатом в локусе *ade2* у дрожжей-сахаромицетов. — Цитология и генетика, 1972, т. 6, № 6, с. 497—499.
3. Коваль А. М., Сойдла Т. Р. Межаллельная комплементация мутаций, индуцированных этилметансульфонатом в локусе *ade2* у дрожжей-сахаромицетов II. — Цитология и генетика, 1973, т. 7, № 2, с. 144—149.
4. Инге-Вечтомов С. Г. Новые генетические линии дрожжей *Saccharomyces cerevisiae*. — Вестн. Ленингр. ун-та, 1963, № 21, с. 117—125.
5. Инге-Вечтомов С. Г., Кожин С. А. Сравнение специфичности действия ультрафиолетовых и рентгеновых лучей на мутабельность дрожжей. — В кн.: Исследования по генетике, вып. 2, 1964, с. 77—85.
6. Райпулис Е. П., Кожин С. А. Сравнительная мутабельность локусов *adel* и *ade2* у дрожжей *Saccharomyces cerevisiae*. — Тр. Моск. общ. испыт. природы, 1966, т. 22, с. 135—139.
7. Коваль А. М. Получение мутантов локусов *adel* и *ade2* у *Saccharomyces cerevisiae* под действием этилметансульфоната. — Матер. II съезда генетиков и селекционеров Украины. Киев, 1971, с. 16.
8. Захаров И. А., Грачева Л. Н., Ковальцова С. В. и др. Генетическая природа мутаций у дрожжей, индуцированных разными излучениями и возникающих на фоне различного генотипа. — Докл. АН СССР, 1973, т. 21, № 6, с. 1445—1447.

МЕТОД ФЕНОКОПИЙ В АНАЛИЗЕ ДЕЙСТВИЯ ГЕНА В ОНТОГЕНЕЗЕ НА ПРИМЕРЕ МУТАНТОВ ДИПЛОИДНОЙ ЗЕМЛЯНИКИ

Т. С. ФАДЕЕВА, А. П. ПОДОЛЬСКАЯ, Б. К. БАБАНАЗАРОВ

Кафедра генетики и селекции ЛГУ

В анализе генетических механизмов, контролирующих процессы роста и развития у растений, изучение феногенетики мутантов является одним из перспективных направлений. В этих исследованиях значительное место занимает метод получения фенокопий мутанта, т. е. «исправление» мутантного признака до его нормального («дикого») типа. При создании условий, способствующих фенотипическому исправлению мутанта, возможно выяснение генетической и физиологической природы данной мутации [1].

Мутации типа роста у растений многообразны, для многих из них изучена генетика. Однако исследования феногенетики этих мутаций находятся в начальном состоянии [27, 6, 9, 3]. Многие из мутантов по типу роста у растений являются гиббереллинзависимыми, т. е. под действием гиббереллина мутанты дают фенокопии нормального типа роста. Это позволяет предполагать, что в физиологическом отношении эти мутанты могут быть однотипными.

История открытия гиббереллинов связана с обнаружением действия этого вещества на процессы роста высших растений [16, 17]. Природные фитогормоны с физиологическими свойствами, подобными гиббереллину, широко распространены в растительном царстве [15, 32]. Гиббереллин наряду с другими фитогормонами считается естественным регулятором роста и развития растений. При дополнительном введении гиббереллина в растение наиболее типичной реакцией является усиление верхушечного и вставочного роста, иногда подавление ветвления, изменение габитуса растения [14, 2].